Diapensiaceen-Studien.

Von

L. Diels.

Mit 8 Figuren und 1 Karte im Text und Tafel VII.

Inhalt:

Einführung.

Die Auffindung mehrerer neuer Diapensiaceen im westlichen China ließ es erwünscht erscheinen, einige morphologische und geographische Eigenschaften dieser kleinen Familie näher zu untersuchen. In morphologischer Hinsicht war zu prüfen, wie weit die Sympetalenmerkmale bei ihr ausgeprägt seien, welche Charaktere ihr mit anderen Sympetalen gemeinsam zukämen, und ob sich etwa noch Beziehungen zu irgend welchen Archichlamydeen fänden. Geographisch waren die neuen Tatsachen einzuordnen und im Zusammenhang mit den morphologischen Verhältnissen zu benutzen, um die phytogeographische Stellung der Familie festzusetzen und namentlich den Anschluß der zirkumpolar verbreiteten *Diapensia lapponica* aufzusuchen.

Durch Vermittlung mehrerer Fachgenossen konnte ich eine Reihe von Arten lebend oder in Spiritus konserviert untersuchen. Ich gedenke der liebenswürdigen Hilfe der Herren J. B. Balfour (Edinburgh), Raunkiaer (Kopenhagen), Pilger, Ulbrich und Urban (Berlin) und Wille (Christiania), und spreche ihnen auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

Als Text und Figuren im Manuskripte fertig gestellt waren, erhielt ich (am 25. April 1913) durch die Freundlichkeit des Verfassers die Arbeit von G. Samuelsson »Studien über die Entwickelungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen.« S.-A. aus Svensk Botan. Tidskr. 1913, Bd. VII. p. 97—188. In dieser Arbeit wird durch die genaue embryologische Untersuchung der

Diapensia lapponica eine wesentliche Lücke meiner Studien ausgefüllt. Durch seine Befunde dabei gelangte Samuelsson zu einer ähnlichen Anschauung von der systematischen Stellung der Diapensiaceen, wie ich sie selbst gewonnen habe und in folgendem entwickeln werde. Leider kann ich nur noch in kurzen Fußnoten auf einzelne Punkte eingehen, die Samuelsson berührt.

Marburg a. L., April 1913. L. Diels.

1. Sproßaufbau.

Der Sproßaufbau der Diapensiaceen hat bisher keine nähere Untersuchung erfahren. Soweit ich beobachtet habe, verhalten sich die Gattungen nicht alle gleich; doch ist es mir nicht möglich gewesen, genügend lebendes Material zu sehen, um den Umfang der Variation festzustellen.

Allen gemeinsam ist die sehr geringe Länge der Internodien. In der ganzen Laubblattregion und auch in der Region der Niederblätter sind die

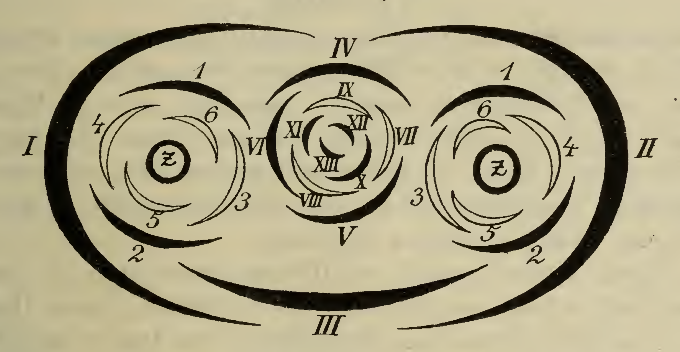


Fig. 1. *Shortia galacifolia*, Schema des Sproßaufbaues: I—XIII Blätter des Hauptsprosses, 1—6 Blätter der Achselsprosse. Laubblätter sind ausgefüllt, die Niederblätter nur konturiert wiedergegeben, *z* Blüte.

Internodien gewöhnlich stark gestaucht; nur unterhalb der Hochblattregion verlängert sich in der Regel ein Internodium, um schaftartig die Inflorescenz emporzuheben.

Bei *Diapensia lapponica* ist der Aufbau der Pflanze sympodial. Mit einer einzigen Blüte schließt die Achse ab. Aus den Achseln der oberen Laubblätter entspringen Knospen und liefern einen oder mehrere Fortsetzungssprosse.

Ähnlich verhält sich *Schizocodon soldanelloides*; nur ist sie meistens zweiachsig, weil der Blütenstand traubig wird. Der Fortsetzungssproß entsteht hier jedoch nach meinen Wahrnehmungen in der Niederblattregion; und zwar kommen, wie bei *Diapensia*, neben der Hauptknospe noch Knospen aus den Achseln der tieferen Phyllome. In einem bestimmten Falle, der übrigens durch Einblütigkeit ausnahmsweise einfach lag, galt folgendes Schema:

$$L_{1-2}\, N_1\, N_2\, N_3 \quad N_{4-8}\text{—}HZ$$

$$\qquad\qquad\qquad |\; L_{1-2}\, N_{1-4}$$

$$\qquad\qquad L_{1-3}$$

Einem anderen Plane folgt *Shortia*, wenn allgemein zutrifft, was ich an den sehr wenigen Exemplaren erkannte, die mir zu Gebote standen (vgl. Fig. 1). Die Hauptachse schließt hier nicht mit der Blüte, sondern wächst monopodial weiter. Aus den Achseln der beiden unteren Laubblätter des jüngsten aktiven Schubes treten die fertilen Kurztriebe hervor, die in der Regel 6 Blätter und die Blüte tragen. Die Verzweigung des ganzen Systems erfolgt durch die Entstehung vegetativer Nebenknospen, wohl in ähnlicher Weise wie bei *Galax*. Dort bestehen solche Nebenknospen (im ersten Frühjahr) gewöhnlich aus 3 Niederblättern und 1 bis 2 Laubblättern; sie gehen aus den Achseln der Niederblattregion hervor.

2. Blattfolge.

Dem Laube nach sind alle Diapensiaceen »immergrüne« Pflanzen. Die Blattbildung verläuft in einer rhythmischen Kurvenlinie. Diese ist bei *Diapensia* und *Pyxidanthera* sozusagen ganz flach, denn die Verschiedenheiten aller vegetativen Phyllome sind dort geringfügig. Bei den übrigen Gattungen dagegen findet ein Heben und Senken statt, und eine Region gut gegliederter Laubblätter mit Scheide, Stiel und Spreite wechselt regelmäßig ab mit einfach gestalteten Phyllomen.

Bei *Shortia uniflora* besteht, wie Herbarpflanzen zeigen, in der Heimat das jeweils aktive Laub aus mindestens 2—3 »Schüben«, ganz ähnlich wie etwa bei den *Pirola*-Arten, wo diese Schübe von Irmisch als »Absätze«, »Generationen« oder »Jahrgänge« bezeichnet wurden.

Den Aufbau des einzelnen Schubes stellen wir leicht fest bei den in Europa hier und da kultivierten Exemplaren der *Shortia galacifolia*. Im Marburger Garten sind im Frühling die 3—4 Laubblätter des Vorjahres vollkommen erhalten; ihnen folgen etwa 10—12 reduzierte Phyllome: die unteren noch mit Stiel und kleiner Spreite, die höheren ungegliedert, schmal lanzettlich, oft von Anthocyan rot gefärbt. Sie umschließen schon die nächste Blattgeneration, deren äußere Elemente sich bereits in Stiel und Spreite gegliedert zeigen und an ihrer Spitze durch eine große Epithemhydathode auffallen, in die ihr Mediannerv hineintritt (Fig. 2).

Auch bei *Shortia rotundifolia* ist der etwa 10-blättrige Zyklus festzustellen, in dem etwa 3 Phyllome Laubblätter, die übrigen Niederblätter sind; nur ist der Übergang von Laub- zu Niederblättern allmählicher, was wohl mit dem gemilderten Klima zusammenhängt, aus dem diese Art stammt. Bei dem südlichsten Vertreter der Familie, *Shortia sinensis*, die unter dem 23° n. Br., hart an der Südostgrenze Chinas, bei nur 1500 m in Wäldern gefunden wurde, besteht wieder das lebende Laub aus mindestens 3 »Schü-

ben«, die durch etwa 8 schmale Niederblätter voneinander getrennt sind. Verglichen mit den übrigen Arten, sind diese Niederblätter reicher an Leitbündeln und Chlorophyll, auch schmäler und weniger häutig, kurz noch mehr laubig.

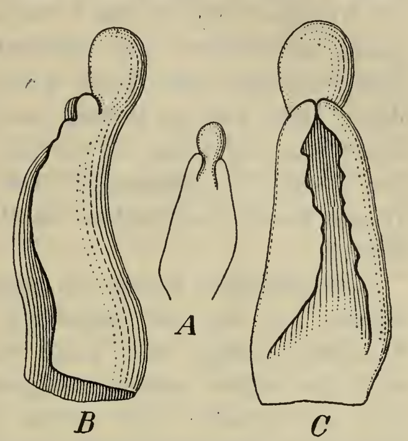


Fig. 2. *Shortia galacifolia*. Junge Laubblätter in verschiedenen Entwicklungsstufen, *B* von der Seite, *C* von oben. Vergr. 12.

Dagegen gleicht *Schizocodon soldanelloides* entsprechend ihrem Vorkommen in dem weniger ausgeglichenen Klima des montanen oder nördlichen Japans nach ihrer Laubausbildung wieder mehr der *Shortia uniflora*. An einem im Juli gesammelten Exemplar besteht das aktive Laub aus 3 Schüben; ein vierter vorhergehender Schub aus 4 Laubblättern ist noch erkennbar, aber ihre Gewebe sind bereits etwas humifiziert. Die folgenden Sproßglieder entsprechen der Formel $N_4\ L_4$, das jüngste trägt über den Laubblättern 8 Hochblätter und wird wohl die Blüte des folgenden Jahres bringen. Konstant aber scheinen die Zahlen nicht zu sein, so wenig wie bei unseren *Pirola*-Arten; die Zahl der Laubblätter kann auf 2 sinken, die der Niederblätter auf 5 steigen.

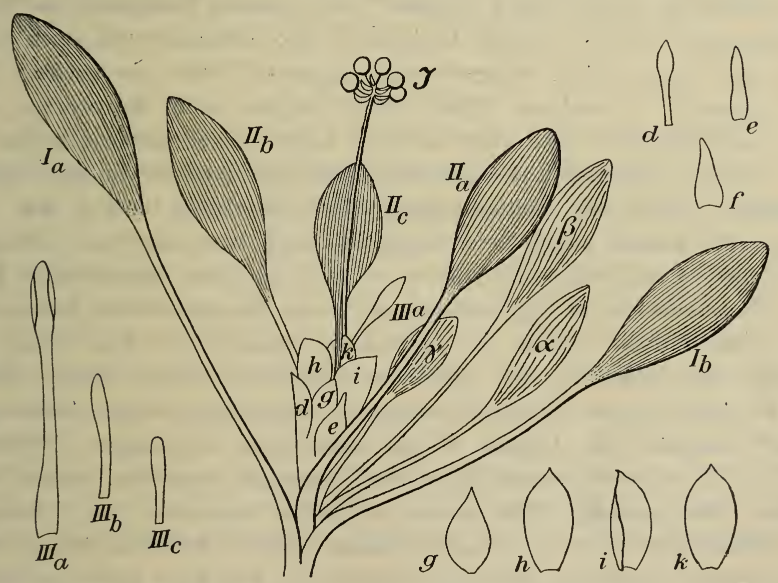


Fig. 3. *Berneuxia tibetica* (leg. PRATT n. 749). Schema der Blattfolge: *Ia—b* Schub von 1888, *IIa—k* Schub von 1889, *a—c* Laubblätter, *d—k* Niederblätter, *J* Inflorescenzen, α—γ Bereicherungssproß; *IIIa—c* Beginn des Schubes von 1890.

Dem *Schizocodon*-Schema dürfte sich auch *Berneuxia tibetica* einordnen. An einem von PRATT (s. n. 749) wohl im April gesammelten blühenden Exemplar (Fig. 3) sind 2 fertige Schübe vorhanden, der dritte beginnt gerade auszutreiben. Der Laubblattschub I ist noch aktiv. Die folgende Niederblattregion von Schub II ist verwittert; es folgen 3 aktive Laubblätter, dann geht die Bildung sehr schnell zum Hochblatt über, davon hat *d* noch eine Andeutung von Spreite, die folgenden werden schnell bracteoid, dem 7. folgt der Blütenstand. Von dem nachfolgenden Schub III sind die Anlagen bereits ausgetrieben; an IIIa und IIIb ist die Spreite schon sehr deutlich.

Der vegetative Aufbau von *Diapensia* weicht von den übrigen Gattungen dadurch ab, daß die Blattbildung nur Laubblätter und vor den Blüten Hochblätter bringt, aber keine Niederblätter erzeugt. Die älteren abgestorbenen Blätter bleiben ökologisch, wie ja oft bei ähnlichen Pflanzen, lange Zeit erhalten. Die aktiven Sproßabschnitte tragen 10 bis über 20 Blätter, an der Spitze wachsen sie beständig weiter. Dort liegen die jüngsten Blätter durch den konkaven Scheidenteil der älteren geschützt. Die hier und da aus den Achseln gebildeten Bereicherungssprosse beginnen häufig mit gestreckten (bis 5—8 mm langen) Internodien.

Ein Anfang August im nordwestlichen Sibirien gesammelter Rasen trägt an einer bestimmten Achse z. B. oberhalb der abgestorbenen Laubblätter etwa 22 frische, und dann 5—6 Hochblätter um die schon stark entwickelte Blütenknospe des nächsten Sommers. An einer diesjährig fertilen Achse ist unter dem Fruchtstiel der obersten Blattachsel ein Trieb entsprungen, der 5—7 fertige Laubblätter und oberhalb von ihnen 2—3 noch ganz junge trägt: dieser Fortsetzungssproß bleibt das nächste Jahr also vegetativ. In anderen Fällen enthält übrigens nicht die oberste, sondern noch die dritt- oder viert-vorletzte Achsel die Fortsetzungsknospe.

Äußerlich erscheinen also *Diapensia* und *Pyxidanthera* von den übrigen Gattungen durch ihre Blattgestaltung sehr verschieden, und in den Diagnosen der Familie pflegt dieser Gegensatz stark hervorzutreten. Doch in Wahrheit ist die Differenz nicht so wesentlich. Das assimilierende Blatt von *Diapensia* hat viel gemeinsam mit einem Niederblatt von *Berneuxia*, es ist durch diese Gattung in Verbindung gebracht mit dem Typus der Familie und bildet nur ein minder entwickeltes Glied der Reihe. Dabei ist der Grad dieser »Minderentwicklung« bezeichnenderweise keineswegs gleich innerhalb des Areales, es gibt mancherlei Abstufungen. Während man z. B. an der typischen Form der *Diapensia lapponica* »lineare, am Rande etwas zurückgerollte einnervige« Blätter beobachtet, hat F. SCHMIDT in Nordostasien eine var. *obovata* kennen gelernt »foliis obovato-cuneatis plus minusve manifeste reticulato-nervosis«[1]). Das wäre also eine fortge-

1) F. SCHMIDT, Reise im Amurland und auf der Insel Sachalin. Mém. Ac. Imp. Sc. 7. sér. XII. 2. St. Pétersbourg 1868, p. 161.

schrittenere Ausbildung des Laubes. Bei japanischen Exemplaren dieser Form zeigt sich in Umriß und Umfang der Blätter ein deutliches Auf- und Absteigen, wenn auch im Vergleich zu den übrigen Gattungen diese rhythmische Kurve in der Blattgestaltung von geringfügigem Ausmaß bleibt.

Diese bei *Diapensia* fast zur Nivellierung führende Einebnung der Blattbildungskurve findet sich bei vielen oreophilen (psychrophilen) und auch xerophilen Pflanzen wieder, und sie tritt sehr auffallend hervor, wenn man sie mit dem periodischen Rhythmus mesophytischer Verwandter vergleicht. In letzter Linie liegt darin ein Ausdruck der Eigenschaften des Klimas. Die Periodizität des Mesophytenklimas wirkt fast in ihrem vollen Umfang, in dem Auf und Ab ihrer ganzen Kurve, auf das Pflanzenleben ein und kommt in den wechselnden Gestaltungsprozessen zum Vorschein. Die Kurve in hohen Gebirgslagen oder in subpolaren Breiten dagegen verläuft größtenteils unter der Minimallinie vegetativer Tätigkeit; nur ihre Gipfelzonen sozusagen werden wirksam, aber sie bleiben zu niedrig, um in Hebung und Senkung großen Einfluß auf die Gestaltung zu gewinnen. Der Beobachter erkennt diesen Zusammenhang in der Ökologie z. B. bei den Bewohnern der Arktis: uns bringt der Herbst das allmähliche Abklingen der vegetativen Tätigkeit, in der Arktis oft ein jähes Abbrechen: »die Ruhe ist nicht nach vorangegangener Vorbereitung eingetreten«[1]).

Die Gewohnheit der mesophytischen Diapensiaceen, mehrere Blattgenerationen lebendig zu halten, und die Plastizität ihrer Blätter machten sie fähig, sich jenen Periodizitäts-Verschiedenheiten anzupassen und aus einem temperierten Stamme abgehärtete Gattungen hervorzubringen. Aus typischen Chamaephyten wurden dabei Polster-Chamaephyten.

3. Anatomie.

Die Anatomie ist von Grevel für sämtliche Genera gründlich untersucht worden, so daß ich nur weniges nachzutragen finde.

Das Blatt von *Shortia* hat Grevel von *Sh. galacifólia* beschrieben. Ich stellte für *Sh. uniflora* die erwartete Übereinstimmung fest. Auch hier fällt an der Oberhaut die dicke, mit einwärts vorspringenden Zapfen versehene Außenwandung auf, sowie die knotigen Verdickungen der Antiklinalwände der Epidermis; die Cuticula ist dünn. Spaltöffnungen sind beiderseits vorhanden, unten aber zahlreicher. Das Palisadengewebe bildet nur eine Schicht und besteht aus relativ kurzen Zellen. Baststränge sind klein und schwach. Auch *Sh. sinensis* ist durchaus ähnlich, nur sind die Lufträume des Schwammgewebes ausgedehnter. *Berneuxia* ist im Blatte viel stärker bifacial als *Shortia*; drei Schichten Palisadengewebe stehen einem sehr lockeren Schwammparenchym gegenüber. Die Stomata sind

1) Kjellmann »Aus dem Leben der Polarpflanzen« (Nordenskjöld, Studien und Forschungen, deutsche Ausg. [1885] p. 475).

auf die Unterseite beschränkt. Sämtliche Zellen der unteren Epidermis besitzen starkwandige papillenartige Vorwölbungen, die von GREVEL (Bot. Centralbl. LXIX [1897] 314) nach dem Originalexemplare DAVIDS beschrieben und auf Taf. II 5 abgebildet worden sind; die Stomata sind durch diese Einrichtung unter das Niveau der Außenfläche eingesenkt. Dies auffallende Merkmal kommt bei keiner der sonst bekannten Diapensiaceen vor. Sonderbarerweise ist es bei *Berneuxia* selbst nicht konstant. Denn von den 4 *Berneuxia*-Exemplaren, die ich kenne, ist es vorhanden bei den Pflanzen von DAVID, von POTANIN und von HENRY (n. 8876). Dagegen fehlen die Papillen bei PRATT n. 749. Diese Nummer hat GREVEL l. c. p. 310 schon beschrieben, doch da ihm nur ein Blatt mit der Bestimmung »*Shortia* sp.« vorlag, so erkannte er die Identität mit *Berneuxia* nicht. Daran aber ist trotz des Mangels der Papillen gar nicht zu zweifeln; namentlich mit HENRY n. 8876 stimmt PRATTS Pflanze sonst in allem, sie stammen übrigens auch vermutlich aus der selben Gegend. Die beiden Varianten scheinen also nicht einmal lokale Rassen zu sein; einstweilen können sie also nur hervorgehoben und zur weiteren Untersuchung ihrer Bedingtheit empfohlen werden.

Bei *Diapensia* ist die Anatomie von *D. lapponica* von GREVEL ausführlich behandelt und von H. E. PETERSEN[1]) ergänzt worden. Die übrigen Arten zeigen ein sehr ähnliches Bild. Bei der neuen *D. Bulleyana* ist das Schwammgewebe etwas lockerer, bei *D. purpurea* die Wandungen der Epidermis schwächer. Die stärkste Abweichung bietet *D. himalaica*, und zwar in der Verteilung der Stomata: sie sind auch oberseits vorhanden, ja dort sogar zahlreicher als unten, wie GREVEL p. 374 richtig angibt.

4. Blütenhülle.

Typisch gehen der Blüte zwei Vorblätter voran. Oft ist nur eins davon entwickelt, aber ein völliges Schwinden habe ich nie beobachtet. Es ist mißverständlich, wenn BENTHAM und HOOKER (Gen. Pl. II. 2, 620, 621) bei *Galax* den Kelch »ebracteatus« nennen.

Wenn die beiden Vorblätter entwickelt sind, so ist der Kelcheinsatz bei *Galax* und *Shortia* in der Regel der gewöhnliche hintumläufige, oder z. B. bei *Schizocodon* und *Diapensia*, vornumläufig. Die Kelchblätter folgen in sehr typischer $^2/_5$-Divergenz; dem entsprechend sind sie nicht genau gleich groß.

An der Krone interessiert zunächst der Grad der Sympetalie. Er ist sehr verschieden in der Familie. Denn bei *Galax* und *Berneuxia* sind die Blumenblätter frei voneinander, bei den übrigen Gattungen wachsen sie zuletzt samt dem Andröceum auf gemeinsamem Basalstück empor.

---

1) The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants 2. In »Meddelelser om Grönland« XXXVI (1908) 146 ff.

Bei *Galax* fallen die Blumenblätter zusammen mit dem charakteristischen Synandrium dieser Gattung (s. Fig. 4 *A*, *B*) ab, sind aber nur am äußersten Grunde damit verklebt und selber voneinander völlig frei. Der Grund des Fruchtknotens verwächst mit der Achse, es deutet sich also eine schwache Perigynie an. Diese gilt auch, vielleicht in noch geringerem Grade, für die übrigen Gattungen. Bei *Berneuxia* (Fig. 4 *C*, *D*) trennen sich oberhalb von Karpidenbasis und Achse zunächst die Petalen, dann sehr bald auch die Glieder des Andröceums voneinander. Die Staminodien sind nur

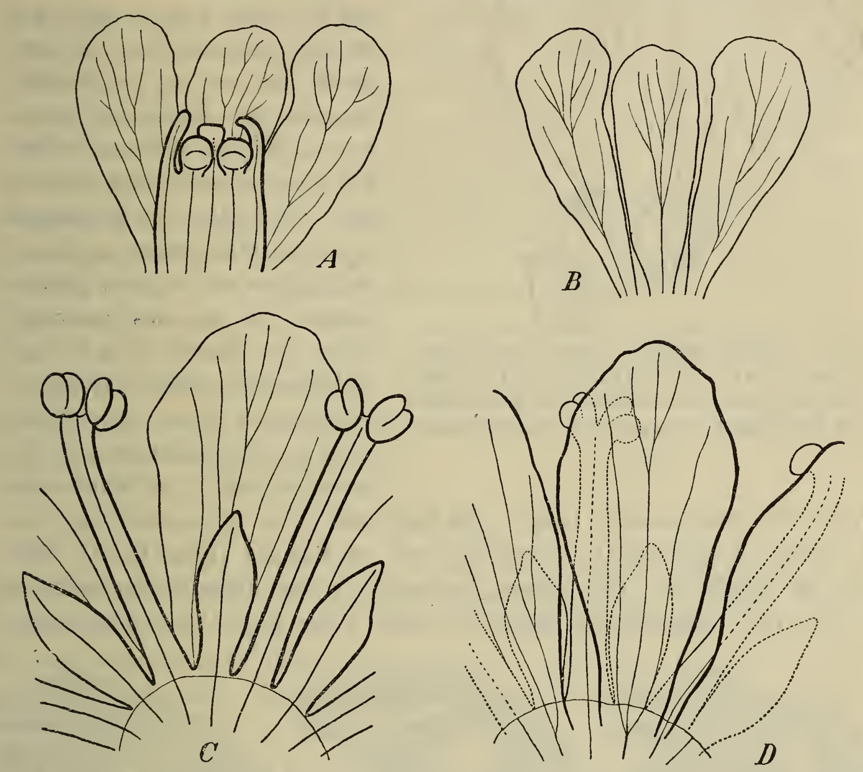


Fig. 4. Verhältnis von Blumenblättern und Andröceum in der Vollblüte: *A*, *B Galax*, *A* von innen, *B* von außen. — *C*, *D Berneuxia*, *C* von innen. *D* von außen; die verdeckten Linien punktiert. — Vergr. 5.

noch an der äußersten Basis mit den fertilen Staubblättern verwachsen. Die Blumenblätter berühren sich gegenseitig selbst an der Basis nicht, es herrscht völlige Choripetalie. Sie verwachsen samt dem Kelch mit der tellerförmigen Achse, welche die Basis des Fruchtknotens aufnimmt. In der Figur der Plantae Davidianae (Nouv. Arch. Mus. 2. sér. X. [1887] p. 1—13), welche das Original der Spezies (von Mupin) wiedergeben soll, sind die Verwachsungen stärker, als ich sie bei den Exemplaren von Pratt und Potanin feststellte. Doch scheint das ein Mangel der Zeichnung zu sein, denn im Text (p. 54) gibt Franchet von der selben Pflanze ausdrücklich an,

er habe keine Kohärenz zwischen Staubblättern und Staminodien sehen können, »qui ne forment donc point l'anneau qu'avait cru voir J. Decaisne«. Die Wahrheit liegt in der Mitte, wie die mit dem Zeichenapparat aufgenommene Fig. 4 *C*, *D* ersichtlich macht. Danach ist also Asa Grays Bemerkung[1]) richtigzustellen, es käme zu keiner sichtbaren Vereinigung des Andröceums jenseits seiner Anfügung an die sehr kurze röhrige Basis der Krone selbst. Ein Blick auf die selbe Fig. 4 zeigt, daß die Blumenblätter hier viel tiefer herab frei sind als bei *Shortia*. Baillon, der *Berneuxia* durchaus mit *Shortia* vereinen wollte, hat dies verkannt, und wenn er sagt, die Petalen von *Berneuxia* seien »in Wirklichkeit nicht unabhängiger als die einer *Schizocodon*«, so ist das unrichtig. Denn bei *Shortia* (Fig. 5) und *Schizocodon* wächst zuletzt die gemeinsame Basis der Petala samt den Staubblättern und Staminodien empor und bildet einen Tubus von zunehmender Länge. Es liegt also echte Sympetalie vor, und die petala »agglutinata« zu nennen, wie es Baillon (Hist. Pl. XI. 209) tat, ist unmöglich. Die nähere Auskunft, die der französische Autor in dem schwer zugänglichen Bull. Soc. Linn. Paris 933 (1891) über diesen

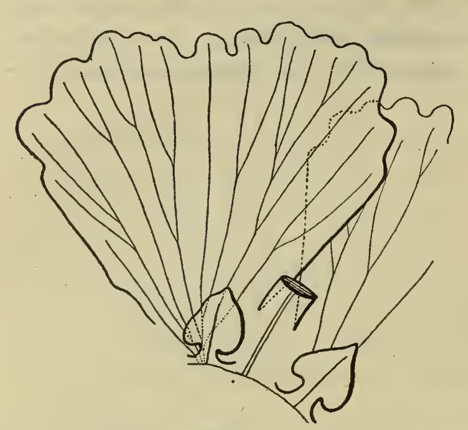


Fig. 5. *Shortia uniflora*, 4 mm lange Knospe. Verwachsung der Blumenblätter und Staubblätter. Die Anthere des Staubblattes ist abgeschnitten. Vorn zwei Staminodien. Vergr. 5.

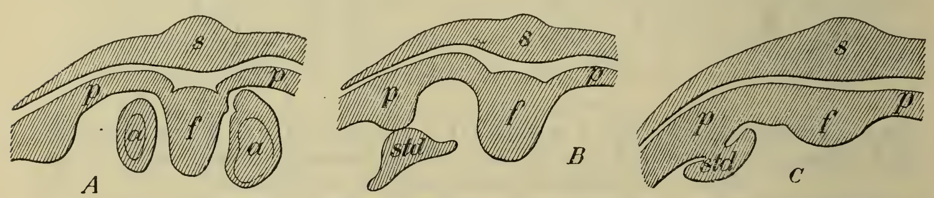


Fig. 6. *Shortia uniflora*. Knospe. Verwachsung der Petalen mit den Staubblättern und Staminodien, drei Querschnitte. *A* höchste, *C* tiefste Lage. — *s* Kelchblatt, *p* Blumenblatt, *f* Staubfaden, *a* Antherenhälften, *std* Staminodien. — Vergr. 40.

Punkt gibt, beruht offenbar auf einer Mißdeutung. Er sagt dort »Les pétales sont libres en réalité mais collés entre eux par l'intermédiaire des filets staminaux. En bas et en dehors, les pétales qui se recouvrent se séparent l'un de l'autre sans déchirure par simple décollement. Ce sont

1) Ann. Sc. nat. Bot. 6. sér. VII (1878) 176.

des poils minuscules qui maintiennent l'adhérence des pétales et des pièces de l'androcée«. Solche verklebenden Haare habe ich nie gesehen. Fig. 6 gibt die Querschnitte der kritischen Zone von etwas unterhalb des Antheren-ansatzes bis zur Insertion der Staminodien: man sieht zwischen Petalen und Staubblättern völlige Verwachsung, nichts von Haaren oder Verklebung. Es ist der selbe Tatbestand wie bei *Diapensia* und *Pyxidanthera.*

Der Entwicklungsgrad der Petala ist sehr verschieden: bei *Galax* und auch noch bei *Berneuxia* sind sie ziemlich klein, bei den übrigen Gattungen werden sie durch spät einsetzendes Wachstum relativ recht ansehnlich. Auffallend ist ihre Verzweigung bei *Shortia* und *Schizocodon.* Bei *Shortia galacifolia* und *S. sinensis* ist dieser Vorgang noch unbedeutend, zu stärkerer Lappung aber kommt es bei *S. uniflora*, während *Schizocodon* bekanntlich tiefer eingeschnittene Blumenblätter besitzt. Diese Verzweigung ist entsprechend dem geförderten Randwachstum des Laubblattes besonders ausgiebig an den Seiten des Petalums. Jeder Zipfel wird von einem Zweig des Leitsystems durchzogen, aber alle diese Leitstränge gehen aus von dem medianen Strang des Petalums. Ein interpetales »Nebenleitbündel« wie bei *Primula*, *Soldanella* usw. ist hier also nicht an der Versorgung des Petalums beteiligt. Die Sympetalie steht noch auf tieferer Stufe als dort.

Die Reihe *Galax-Berneuxia-Shortia-Schizocodon-Diapensia, Pyxidanthera* stellt also einen vorzüglich abgestuften Übergang von Choripetalie zu Sympetalie dar.

5. Andröceum.

Das Andröceum verhält sich, meinen Beobachtungen an neuen *Diapensia* zufolge, in der Familie einheitlicher, als man bisher annahm. Denn von *Pyxidanthera* abgesehen, die auch jetzt noch als haplostemon erscheint, stimmen nun alle Genera in der Diplostemonie überein. Dabei zeigen die sympetalen Genera deutlich an der höheren Insertion der episepalen Glieder, daß es sich um typische Diplostemonie handelt, nicht um Obdiplostemonie. Schwierigkeiten für die Entscheidung könnte das Verhalten von *Galax* bereiten: denn hier wachsen die Staubblätter und Staminodien zugleich auf gemeinsamer Basis empor, und schließlich liegen die kleinen Zungen der epipetalen Staminodien zweifellos an der Außenseite der großen Antheren: es wäre zu untersuchen, ob dieses Verhalten durch das stark introrse Wachstum der Anthere hervorgerufen wird, oder ob es ursprünglich ist.

Von den beiden Staminalkreisen sind die Glieder des episepalen fertil, des epipetalen meist staminoid entwickelt; nur bei einigen *Diapensia* und, wie erwähnt, bei *Pyxidanthera* sind alle Andeutungen des epipetalen Kreises geschwunden.

Die fertilen Staubblätter zeigen an ihrem breit-linealen Filament nichts Bemerkenswertes. Höchstens wäre der Besatz mit dünnwandigen,

einzelligen Haaren zu erwähnen, der bei *Berneuxia* und *Schizocodon* wenigstens im unteren Teile des Fadens auftritt; seine Übereinstimmung mit dem Staminodium wird dadurch noch verstärkt.

Die Thecae der Antheren sind allgemein introrş gewandt. Sie sind stets der ganzen Länge nach dem Konnektiv angewachsen; eine streckenweise Trennung der Thecae, wie sie z. B. bei den Ericaceen so gewöhnlich vorkommt, ist niemals auch nur angedeutet. Aus anfänglich aufrechter Lage kommen sie durch Krümmung der Staubblattspitze in eine mehr oder minder horizontale; sie stehen dabei voneinander in großem Winkel ab. Der Bau der Anthere zeigt sonst bei den meisten Gattungen keine Besonderheiten. In systematischer Hinsicht fällt ins Gewicht, daß überall ein typisches Endothecium[1]) entwickelt ist; dem entsprechend öffnen sich die Thecae durch Spalt.

Am meisten weicht die Anthere von *Galax* ab. Denn erstens ist hier ja nur eine Theca entwickelt, welche zwei ungleich große Fächer enthält: das äußere Fach ist größer, das innere kleiner. Außerdem aber verlängern sich auf der Dorsalseite des äußeren die Zellen des Endotheciums in radialer Richtung zuletzt um das 3—4-fache: darin liegt ein besonders auffallendes Merkmal der *Galax*-Anthere.

Der Pollen zeigt bei allen Gattungen drei Austrittsstellen; meist ist die Exine glatt, bei *Berneuxia* ganz fein papillös. Pollentetraden kommen bekanntlich bei keiner Gattung vor.

Die Staminodien sind in ihrem Ausbildungsgrade verschieden, bleiben bei den einzelnen Arten aber anscheinend ziemlich konstant: man kann die Gattungen danach in eine bestimmte Stufenreihe bringen. An deren einem Ende stände *Schizocodon*; denn hier kommen nach der Beschreibung Drudes (in Bot. Ztg. 1874, p. 343) noch zwei Spitzen am oberen Ende vor »als Zeichen der rudimentären Anthere«. Solche deutliche Spur wird allerdings häufig nicht mehr entwickelt, denn an meinem Material von *Schizocodon* habe ich stets nur einfach keulige Staminodien mit Haarbesatz (Fig. 7 *C*) gefunden. Sie sind noch bis zur Spitze von einem Leitbündel durchzogen. Das gleiche gilt von den ähnlichen Staminodien von *Berneuxia* (Fig. 7 *B*). Auch bei *Galax* und *Shortia* ist dies Leitbündel noch vorhanden. Im übrigen ist das Staminodium von *Shortia* (Fig. 7 *D*, *E*) stärker verändert, es nimmt sehr früh besonders in der Breite zu und schlägt dadurch einen besonderen Weg der Gestaltung ein; an der Basis entwickelt es sich seitlich stärker und wächst dort zu zwei auswärts gewandten Läppchen aus. Häufig, sowohl bei *Sh. galacifolia* wie bei *Sh. uniflora*, führt dies Wachstum schließlich zu einer ascidienartigen Bildung.

1) Wenn ich Samuelsson Svensk Bot. Tidskr. VII [1913] 150 und 157 richtig verstehe, spricht er *Galax* die fibrösen Zellen ab. Dies kann ich nicht bestätigen. Ich finde das Endothecium gut ausgebildet; allerdings tritt die Faserverdickung der Wände erst ziemlich spät ein.

Das Staminodium sieht dann zuletzt schief trichterig aus, äußerlich etwa wie die Randcorolle von *Centaurea Cyanus* (Fig. 7 *E*).

Viel einfacher scheint nach der Abbildung in Hookers Icon. pl. 2624 das Staminodium bei *Sh. sinensis* zu sein. Es gleicht in seiner äußeren Form bereits der Stufe stärkster Reduktion, die bei *Diapensia* als letzte Etappe vor dem gänzlichen Schwinden beobachtet wird. Diese Repressionsstufe wird vertreten durch *Diapensia purpurea* und *D. Bulleyana*; bei beiden tritt in die Staminodien (Fig. 7 *F*) kein Leitbündel mehr ein, und im

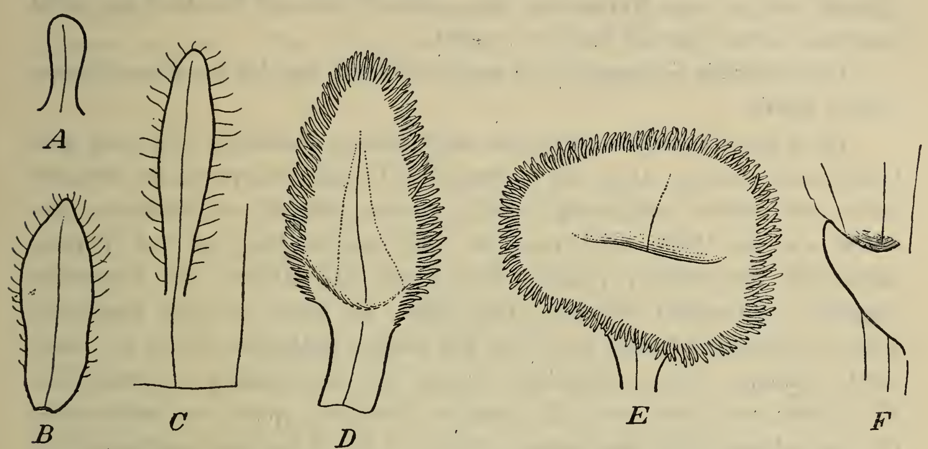


Fig. 7. Staminodien der Diapensiaceen: *A Galax*, *B Berneuxia*, *C Schizocodon*, *D Shortia galacifolia*, *E Shortia uniflora*, *F Diapensia Bulleyana*. — Vergr. 7.

Gegensatz zu den übrigen Genera macht es den Eindruck, als ob die Staminodien für die Biologie der Blüte höchstens noch passiv von Bedeutung wären. Bei *Diapensia himalaica* und *D. lapponica* endlich sind sie verschwunden, und es ist mir auch nicht bekannt, daß bei diesen beiden Arten jemals Spuren der Staminodien beobachtet wären; ich selbst habe nie dergleichen gefunden, doch werden sich wahrscheinlich hier und da noch Andeutungen entdecken lassen.

6. Gynäceum.

Das Gynäceum ist innerhalb der Familie sehr übereinstimmend gebaut. Der trimere Fruchtknoten ist dreifächerig mit zentraler Marginalplacentation, die Griffel völlig verwachsen zu einer schmalen Röhre mit kommissuraler Narbenbildung. Die Kapsel öffnet sich loculicid, wobei sich die Scheidewände von der Mittelsäule trennen, während die Plazenten an dieser stehen bleiben.

Dieser mit den Ericaceen stimmende Bau zeigt, wie gesagt, wenig Variationen in der Familie. Einmal sah ich bei *Galax* ein dimeres Gynäceum. Wenn in den deskriptiven Werken z. B. die Narbe bald scheiben-

förmig, bald 3-lappig, 3-zähnig oder becherförmig beschrieben ist, so handelt es sich da weniger um konstitutionelle Unterschiede, als um Entwicklungsstadien: es weichen die Griffelenden in der Vollreife schwach voneinander und legen die schmal lippenförmigen Narbenpartien offen.

Die ring- oder manschettenförmige Umwallung der Narbe durch subapikales Griffelwachstum, welche für die Ericaceen bezeichnend ist, habe ich bei den Diapensiaceen nicht beobachtet.

Während der Fruchtreife verhält sich der Griffel verschieden. Bei *Shortia* soll er nach Maximowicz sich ablösen, doch ist dies Merkmal nicht konstant; ebenso häufig bleibt er stehen.

Die lokulicide Spaltung der Kapsel reicht oft nur bis zu ihrem oberen Drittel hinab.

Die Samenanlagen sitzen an sehr kurzem Funikulus. Sie sind dem Plane nach anatrop, aber der Wölbung der Plazenta entsprechend meistens mehr oder minder amphitrop, und gewinnen dadurch ein ähnliches Aussehen wie die Ovula der Ericaceen. Ihr innerer Bau, bis vor kurzem unbekannt, ist erst in jüngster Zeit durch Samuelsson[1]) bei *Diapensia lapponica* untersucht worden. Von dieser Art habe ich kein geeignetes Material erhalten können, auch von den übrigen Gattungen ist es mir noch nicht gelungen, alle notwendigen Stadien der Entwicklung zu beschaffen, ich behalte mir aber vor, die jüngeren Zustände später zu beschreiben. Die befruchtungsreife Samenanlage habe ich bei *Schizocodon soldanelloides* an Kulturexemplaren des Edinburgher Gartens untersucht, die ich Herrn Prof. J. B. Balfour verdanke (Fig. 8). Der Embryosack ist normal. Vom Nucellus sieht man nur noch Spuren. *Schizocodon* wäre also nach der Van Tieghemschen Nomenklatur zu den Transpariétées zu zählen. Ein Epithel um den Embryosack wird nicht ausgebildet. Eigentümlich ist das Integument durch die deutliche Differenziertheit zweier Schichten: eine dünne innen und eine 3—4 Lagen starke außen. Die Entwicklung, die zu diesem Zustand (s. Fig. 8) führt, habe ich, wie gesagt, leider nicht studieren können. Aber das fertige Stadium[2]) macht den Eindruck, als seien hier zwei Integumente fest vereinigt, als entspräche diese Samenanlage dem Übergang zwischen bitegmischen und unitegmischen Ovulis, den die Theorie annimmt[3]).

---

1) Siehe darüber Einführung S. 304 f.

2) An meinem weniger brauchbaren Material von *Diapensia* und *Galax* sehe ich im Prinzip denselben Bau des Integumentes. Samuelsson erwähnt nichts davon; seine Fig. 8 *c* (S. 153) zeigt an der Samenanlage im Tetradenstadium ein massives Integument, an dem kein Gegensatz zweier Schichten hervortritt. Bei Fig. 8 *e*, der befruchtungsreifen Samenanlage, ist in der kritischen Zone das Zellnetz nicht dargestellt. — Jüngere Stadien, welche die Anlage des Integumentes zeigten, bildet Verf. weder ab noch spricht er darüber. Das Verhalten bedarf also weiterer Untersuchung.

3) Vgl. z. B. Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms (1903) p. 55.

Hiernach bestehen gegenüber den Ericaceen und den typischen Sympetalen sehr wesentliche Unterschiede. Denn alle die Hilfseinrichtungen zur Ernährung der Makrospore und ihres Inhaltes, die bei jenen so häufig vorkommen, die gerade für die Ericaceen durch A. Artopoeus[1]) geschildert wurden, sind bei den Diapensiaceen nicht vorhanden. Man beobachtet kein nährendes Gewebe in der Chalaza- oder Mikropylarregion, es fehlt jede Andeutung eines den Embryosack umgebenden Epithels, es entwickeln sich keine Haustorien. Scharf werden diese negativen Charaktere bemerkbar, wenn man z. B. die unserer Familie gern genäherte Gattung *Clethra* vergleicht; deren Samenanlagen stimmen in ihrer äußeren Form mit den Diapensiaceen überein, aber ein mächtiges, stellenweise zwei-

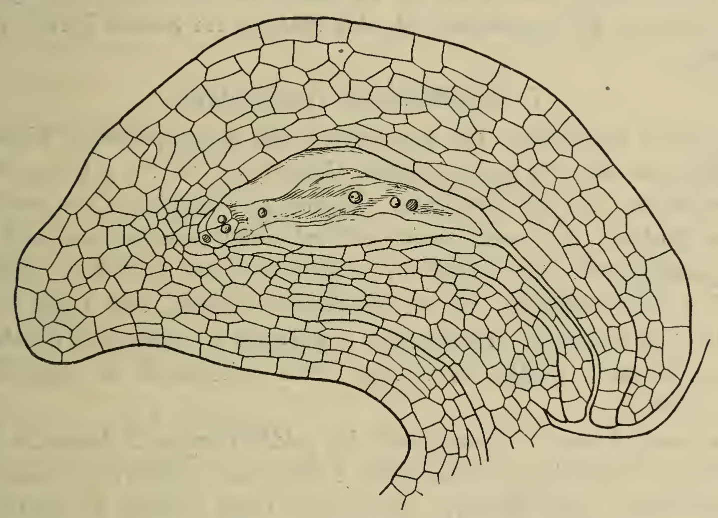


Fig. 8. *Schizocodon soldanelloides*, Samenanlage im Längsschnitt. — Vergr. 320.

schichtiges Epithel umgibt den reifen Embryosack, und der fertige Samen zeigt nach Artopoeus l. c. 344 die Reste zweier Haustorien.

Dieser Tatbestand läßt sich im Hinblick auf Fragen der Verwandtschaft also kurz dahin zusammenfassen, daß das Gynäceum in Zahl, Lage und Ausbildung der Fruchtblätter, auch in der Form der Samenanlagen dem der *Bicornes* gleicht, im inneren Bau dieser Samenanlagen aber erheblich davon abweicht. Letzter Umstand fällt stark ins Gewicht, und die äußere Übereinstimmung der Samenanlagen verliert dagegen an Wert, weil sie zu der Gestaltung des Ovariums und der Placenten korrelativ, sozusagen kein selbständiges Merkmal ist.

---

1) Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceen. »Flora« XCII (1903) 309—345. — Dann neuerdings Samuelsson in Svensk Bot. Tidskr. VII. (1913), 97 ff.

Der reife Samen[1]) ist in den deskriptiven Werken seiner Form nach zutreffend beschrieben. Die Testa ist dem Bau des Ovulums entsprechend an der Chalazaseite mehr oder weniger vorgezogen. Im Nährgewebe wird keine Stärke beobachtet, seine Zellen enthalten Fett und Proteinsubstanzen. Im Samen von *Diapensia* besteht der Inhalt des Endosperms größtenteils aus Proteinkristalloiden, welche seine zartwandigen Zellen zuletzt beinahe gänzlich ausfüllen. Die Keimblätter des Embryo machen im reifen Samen etwa $^1/_4$ bis etwas über $^1/_3$ seiner Länge aus.

H. E. Petersen sagt [Medd. of Grönland XXXVI (1908) 146] von *Diapensia lapponica*, »nach seinen Untersuchungen« müsse Befruchtung und Embryobildung sicher oft lange nach der Pollination stattfinden. Näheres teilt er nicht mit. Doch finde ich an einem gutfruchtenden Exemplar, das am 30. Juli (a. St.) gesammelt ist, den Embryo im Samen bereits deutlich entwickelt.

7. Geographische Verbreitung.

Für das Verständnis des genetischen und geographischen Wesens der Familie geben die drei monotypischen Genera, die zu ihr gehören, den geringsten Ertrag. Sie alle bewohnen, wie bekannt, Erdräume von relativ sehr kleinem Umfang. Auf das atlantische Nordamerika beschränken sich *Galax* und *Pyxidanthera*. *Galax* lebt in Bergwäldern der südlichen Alleghanies, sowohl in Mischwäldern wie in Nadelholzbeständen, und steigt dort bis über 1500 m aufwärts. *Pyxidanthera* dagegen ist eine echte Pinebarrenspflanze, die auch weiter im Norden noch beheimatet ist und bis New Jersey reicht.

An eine nähere Verwandtschaft der beiden Genera ist kaum zu denken. Sie gehören verschiedenen Zweigen der Familie an. Wiederum einen anderen Ast vertritt der dritte Monotyp, *Berneuxia*. Diese Gattung ist asiatisch und beschränkt sich auf den Ostabfall des tibetanischen Hochlands, der politisch zur Provinz Sze chuan gehört, und zwar auf dem zwischen 29° und 31° n. Br. gelegenen, besonders artenreichen Abschnitt (Fig. 9). *Berneuxia* ist eine kleine Pflanze, die an schattigen Felsen der Waldzone gesammelt worden ist (Wilson am Wa shan). Morphologisch schließt sie sich zweifellos an die formenreichere und weiter verbreitete Gattung *Shortia* an, ohne doch in deren Bereich aufgenommen werden zu können.

Shortia gilt als ein vorzügliches Beispiel für die Disjunktion sogenannter »Tertiärpflanzen«. Die zuerst beschriebene nordamerikanische Art *S. galacifolia* ist so lokal verbreitet[2]), daß sie erst etwa hundert Jahre nach ihrer Entdeckung genauer bekannt geworden ist, als sie von Hyams in Nord-Carolina (Mac Dowell County) wieder aufgefunden worden war. In disjunkter Verbreitung bewohnt sie aber noch andere Teile des Alleghanie-Systems,

1) Näheres bringt Samuelsson in Svensk Bot. Tidskr. VII (1913) 153 ff.

2) Vgl. A. Gray in Ann. sc. nat. 6. sér. VII. 171.

denn auch in Süd-Carolina (Jocassee Valley, White Water Valley in Oconee Ct.) ist sie nachgewiesen.

An *S. galacifolia* schließt sich die japanische *S. uniflora* aufs engste an. Die Verbreitung der Pflanze (Fig. 9) in Japan ist im einzelnen noch genauer festzustellen. Es liegen viele Angaben und Belege dafür vor, daß sie auf Kiu shiu wie auf Hondo im Berglande heimisch ist; am häufigsten findet sie sich in den Herbarien aus dem Gebirge Mittelhondos. Dort wird



Fig. 9. Karte der Verbreitung der Diapensiaceen in Ostasien.

sie in dichten Koniferenwäldern schon bei 600 m angetroffen, steigt aber wohl bedeutend höher hinauf. Rein[1]) nennt sie z. B. unter den Pflanzen, die noch oberhalb der Waldregion vorkommen.

Dieser verbreitetsten Art von *Shortia* kommt *Sh. rotundifolia* am nächsten, die zuerst »an Felsen hoher Berge« auf Yayeyama (= Ishigakischima), einer der Liu-Kiu-Inseln, von Tashiro gefunden wurde, neuerdings aber auch auf Formosa selbst, im Berglande des Inneren, festgestellt worden ist.

Mindestens ebenso südlich wie die Heimat dieser insularen Species liegt das Areal der *Shortia sinensis* Hemsl. Ihr erst gefundener Standort ist

1) Japan I., 2. Aufl. p. 212.

rein geographisch betrachtet schon tropisch; er liegt südöstlich von Möngtse, also am äußersten Südrande des Hochlandes von Yünnan, bei etwa 1500 m ü. M.; sonst ist sie meines Wissens bisher nicht gesammelt worden. Aber wir kennen die weniger zugänglichen Teile Südchinas noch so mangelhaft, daß es übereilt wäre, ihr eine weitere Verbreitung absprechen zu wollen. Sie steht in ihrer Morphologie den übrigen Arten etwas ferner.

Schizocodon ist in Japan von Kiu shiu nordwärts bis zum südlichen Yezo bekannt (Fig. 9). Rein[1]) gibt an, die Pflanze gehöre zu den besonders häufigen Arten des Hochgebirges und erscheine schon von 1600 m Höhe an. »Nicht bloß in ihrer Blütenform« fährt er fort, »sondern auch in der Art des Auftretens erinnert sie lebhaft an *Soldanella alpina*, indem sie oft mit ihren schönen Blütenglöckchen die abschmelzenden Schneeschrammen umsäumt und hier im Spätsommer sich entwickelt, während sie 500, ja 1000 m tiefer bereits im Frühling zur Blüte kommt.« Diese Angaben treffen wohl mehr auf die südlicheren Teile des Wohnbezirkes zu. Weiter im Norden, z. B. bei Aomori, ist *Schizocodon* Waldpflanze; die Gattung verhält sich also auch in der Breite ihres vertikalen Areales ähnlich wie *Soldanella*. Zusammengehalten mit den übrigen geographischen Wesenszügen der Familie berechtigt uns diese Erscheinung zu dem Schluß, daß *Shortia* und *Schizocodon* nicht von Hause aus Oreophyten waren, sondern sich allmählich an die Verhältnisse höherer Berglagen gewöhnten. Wichtig zu bemerken ist, daß dies bei *Shortia* nur in Japan geschah: auf diese Weise reiht sich *Shortia uniflora* nebst *Schizocodon* den wenigen Oreophyten Japans ein, die dort autochthon sind.

Im Gegensatz zu diesen Erzeugnissen Japans besitzt die bekannteste Gattung der ganzen Familie, *Diapensia*, offenbar keine Vertreter mehr in subtropischen oder temperierten Waldgegenden, findet vielmehr ihre Entfaltung erst außerhalb der Waldgrenze. Dies weiß man lange von *Diapensia lapponica*, aber es gilt ebenso für ihre Verwandten. Auch in ihren edaphischen Ansprüchen stimmen alle vier Arten von *Diapensia*, die wir jetzt kennen, anscheinend nahe überein: sie sind oligotroph. Im Hochgebirge Yünnans, wo einstweilen bei etwa $25^1/_2{}^\circ$ die Südgrenze des Gattungsareales anzunehmen ist, wächst *D. Bulleyana* an exponierten Felsrändern und auf humosen Blöcken des Tsang shan über Tali, bei 3000—4000 m. Dort entdeckte sie Delavay; er sagt von ihr »tapisse les rochers de granit«; eben dort traf sie wohl auch G. Forrest. In dessen sehr reichen Sammlungen von der Li kiang-Kette fehlt sie, wird also den Kalkfels, der dort vorherrscht, meiden. Denn auch im Hochgebirge von Sze chuan steht an den Fundorten der *D. purpurea* Urgestein an. Da Pratt, Soulié und Wilson alle die Pflanze aus Höhen von 3000—4500 m mitbrachten, dürfte sie wenigstens vom Tung ho nordwärts bis Tatsienlu nicht selten sein; auch

1) Japan I. 2. Aufl. p. 214.

weiter westlich, bei A tun tse, ist sie von F. K. WARD an Felsen von 4250—4575 m festgestellt worden. Ähnliches gilt von dem Vorkommen der *D. himalaica* in Sikkim; auch sie tritt etwa bei 3000 m auf und reicht nun mindestens bis 4000 m; denn in dieser Höhe gibt sie KINGS Sammler »in Massen an Felsen« an. In Anbetracht der geringen Kenntnisse, die wir von der Flora der Gebirge zwischen Sikkim, Osttibet und Sze chuan im allgemeinen und ihrer höchsten Zonen im besonderen haben, geht die Erwartung kaum zu weit, daß das Areal von *Diapensia* am Südostrande Hochasiens nicht so disjunkt ist, wie es jetzt aussieht, sondern sich später als ein ziemlich ausgedehntes, wohl vom 85. bis zum 105. Längengrad reichendes erweisen wird.

Die bedeutende Erweiterung, die in neuester Zeit unsere Kenntnis von *Diapensia* gewonnen hat, bringt in mancher Hinsicht die beiden früher bekannten Spezies *D. himalaica* und *D. lapponica* in näheren Zusammenhang miteinander und fügt die Gattung im ganzen an die übrigen Genera der Familie besser an. Zugleich ist *Diapensia* in die lange Reihe der Genera eingetreten, die in den Hochgebirgen des südöstlichen Hochasiens ihre vielseitigste Entfaltung finden. Und zwar deutet das Wesen der Merkmale der dort vertretenen Spezies wie so oft ihre phyletisch ursprünglichere Stufe an. Nicht mehr die altbekannte *Diapensia lapponica* erscheint als der Repräsentant der Gattung, sondern die Formen aus dem chinesisch-tibetanischen Grenzgebiet, mit ihren Staminodien, ihrer mannigfach gefärbten Krone, ihrer offenbar größeren Polymorphie. Jenes Gebiet würde FRANCHET das »foyer« des Genus genannt haben, aus dem *D. lapponica* mit ihrer circumpolaren Verbreitung, zunächst theoretisch, abzuleiten wäre.

Wie fügt sich nun tatsächlich das Wohngebiet der *Diapensia lapponica* an das ihrer eben besprochenen oreophilen Verwandten? Dies wird ersichtlich aus Taf. VII. Das Areal hat vieles gemeinsam mit dem anderer Glazialpflanzen. Es bedeckt zunächst einen Circumpolargürtel vom 65.° bis zum 74.° annähernd vollständig. Nur in Sibirien wird die Art über größere Räume hin nicht angegeben; z. B. fehlt sie in KURTZ' Liste der arktischen Ob-Flora[1]), und ebenso in FR. SCHMIDTS Florula jenisseensis arctica[2]). Auch aus dem Taimyrland kenne ich keinen Nachweis. Wie weit sich dies Fehlgebiet ausdehnt, ist bei den Lücken der Erforschung vorläufig nicht zu sagen, auch enthalten die russischen Quellen vielleicht Material, das mir nicht zugänglich war. Unsicher ist ferner, ob das Areal irgendwo über den 74.° hinaus nach Norden reicht; zwei Angaben derart, Cape York im nordwestlichen Grönland, und Discovery Harbour in Grinnell-Land, bedürfen der Bestätigung.

1) Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. XXI. Berlin 1879, S. 26 ff.

2) Mémoir. Acad. Imp. sc. nat. Pétersbourg 7. sér. XVIII (1872) S. 73 ff.

Sehr bedeutend dagegen sind die meridionalen Auszweigungen, die teils mit dem Hauptareal zusammenhängen, teils davon disjunkt sind. Der engste Zusammenhang besteht noch heute im nordöstlichen Asien; da reicht das Areal von Kamtschatka her auf den hohen Bergen Japans merkwürdig weit nach Süden. Denn am Ontake (36.°) wächst *Diapensia* zusammen mit kleinen Ericaceen-Sträuchern, wie *Cassiope*, und wird vielleicht auch noch weiter südwärts zu finden sein, da sie noch am Halla shan auf Quelpart (31½°) gefunden wurde. Die Verbreitung im Binnenland ist leider noch recht unvollständig bekannt. Im westlichen Eurasien geht *Diapensia* am Ural und in den skandinavischen Gebirgen relativ weit südwärts, scheint dort aber noch in Zusammenhang mit der arktischen Domäne zu bleiben. Die postglaziale Verkleinerung des Areals wird hier durch das fossile Vorkommen der Art in Schonen bewiesen. Im Kaukasus und in den Alpen fehlt bekanntlich jede Spur von *Diapensia.* Dagegen ist im nordöstlichen Nordamerika das Areal wieder weit südwärts vorgestreckt (bis 44°). Es findet dort sein Ende mit mehreren Exklaven in auffallend niedrigen Lagen, schon bei nicht viel über 1000 m, die offenbar glazialen Ursprungs sind: Catahdin, Saddleback, White Mts., Green Mts. Anderseits dehnt sich *Diapensia* im pazifischen Nordamerika wieder merkwürdig wenig aus und fehlt dort anscheinend überall südlich vom 58.° n. Br.

Von Bedeutung ist die Frage, ob bei *Diapensia* zwischen dem indosinischen Arealstück und dem umfangreichen Reste gegenwärtig noch kontinuierlicher Zusammenhang besteht. Allem Anschein nach ist dies nicht der Fall. Denn, abgesehen vielleicht vom Witimgebiet, ist *Diapensia* auf allen Randgebirgen des Han-hai bis jetzt unbekannt; und dort müßte sie wachsen, um von Sze chuan zu Transbaikalien einerseits, Quelpart anderseits Brücken zu gewinnen. Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß solche vermittelnde Standorte noch gefunden werden. Jedenfalls aber bleibt zu bedenken, daß diese Gebirge während der quartären Austrocknung jener Gegenden für oligotrophe Gewächse immer weniger günstig wurden, und daß starke Arealverluste mit den geohistorischen Vorgängen verknüpft sein mußten. Damit wäre die Seltenheit oder Abwesenheit von Pflanzen, wie *Diapensia*, hinlänglich geklärt, und stände der Anknüpfung der arktischen Spezies an ihre südlichen Gattungsgenossen nicht im Wege. In der Tat zeigen eutrophe Formen diese Han-hailücken nicht und bieten noch heute zusammenhängende Areale, soweit der Stand des gegenwärtig Erforschten überhaupt von solchen zu sprechen erlaubt[1]). Ein gutes Beispiel dafür gibt *Koenigia*, die in ihrem Areal sonst viele Ähnlichkeiten mit *Diapensia* aufzuweisen hat.

Im ganzen deutet das Areal der Genera auf sehr hohes Alter: die

1) So noch z. B. COULTER und CHAMBERLAIN in ihrer Morphology of Angiosperms (1903) S. 268.

drei stenotopen Monotypen, die Lokalisierung der beiden sich so nahe stehenden *Shortia* auf Japan und ein begrenztes Gebiet des atlantischen Nordamerikas, die Verteilung der *Shortia*-Arten auf die heute getrennten Stücke des ostasiatischen Gebietes und die einzelnen Abschnitte des japanischen Inselbogens, ihr Vorkommen in der an konservativen Endemiten so reichen Waldzone Ostasiens: alle diese Tatsachen zeigen, daß ihr Areal schon vor der Bildung der heutigen Landumrisse bestand. Gleichzeitig beleuchten sie die Frage, wie die Familie als genetisches Element der heutigen Flora zu bewerten ist. Im Hinblick auf die zuerst entdeckte und am besten bekannte Art hat man sie wohl als »arktische Familie« bezeichnet[1]). Dies ist rein geographisch eine ganz unhaltbare Auffassung. Wie sich phyletische Erwägungen dazu stellen, soll der nächste Abschnitt erörtern.

8. Gliederung der Familie.

Die von A. Gray gegebene Umgrenzung der Familie ist von Maximowicz und allen Späteren angenommen worden. Weniger Einklang herrscht über die Fassung der Gattungen; mir scheint aber auch hier der Versuch von A. Gray das richtige zu treffen. Ich möchte namentlich gegenüber Baillon (Bull. Soc. Linn. Paris 934) an der Sonderung von *Shortia*, *Schizocodon* und *Berneuxia* festhalten. Denn wenn man alle drei vereinigt, wird es schwer, *Diapensia* zu trennen; ja selbst *Galax*, die ja zweifellos weiter absteht, wird dann schlecht definierbar. Die wesentlichen Merkmale von *Shortia*, *Schizocodon* und *Berneuxia* treten bei jeder von ihnen in bezeichnenden Kombinationen auf:

	Shortia	*Schizocodon*	*Berneuxia*
Blattrand	gekerbt	gezähnt	ganz
Inflorescenz	Einzelblüte	Traube	
Krone und Andröceum	zuletzt hoch verwachsen		beinahe frei
Petala	± gekerbt oder gelappt		ganz
Staminodien	meist herzförmig	schmal zungenförmig	

Man sieht: nimmt man hier Verschmelzungen vor, so wird man stets gegen die Natur verstoßen. Soll der Grad der Beziehungen beurteilt werden, so möchte ich annehmen, daß *Berneuxia* den beiden übrigen ferner steht; die Verkoppelung dieser *Berneuxia* mit *Shortia* allein, wie sie Franchet vornahm, ist als ganz unbegründet also abzulehnen.

Verschieden haben die Autoren endlich die Unterabteilungen der Familie gefaßt. A. Gray (Ann. sc. nat. Botan. 6. ser. VII [1878] 176 ff.) hatte zwei gleichwertige Hauptgruppen: die *Diapensieae* und *Galacineae*; bei den *Diapensieae* unterschied er dann als Untertribus *Eudiapensieae* und

1) So noch z. B. Coulter und Chamberlain in ihrer Morphology of Angiosperms (1903) S. 268.

Schizocodoneae. So viel ich sehe, hat er darin keine Gefolgschaft gefunden. Bentham und Hooker trennen vielmehr die *Diapensieae* (mit *Pyxidanthera* und *Diapensia*) von den *Galacineae* (mit allen übrigen). Drude in Nat. Pflanzenfam. IV (1889) p. 81 schließt sich diesem Verfahren an. Auch Baillon hält daran fest, wobei er übrigens jene beiden Gruppen koordiniert als Unterabteilungen der Ericaceen aufführt. Trotz dieser Einigkeit bedeutet auch diese herrschend gewordene Abweichung von A. Gray einen Rückschritt. Will man die Diapensiaceen überhaupt in Unterabteilungen gliedern, so muß man Gray folgen und nicht den Späteren. Denn daß seine Zweiteilung der Familie das Natürliche trifft, ist durch die neuerdings bekannt gewordene Merkmalsbereicherung von *Diapensia* erwiesen worden. Diese Bereicherung läßt Grays »*Eudiapensieae*«, die »*Diapensieae*« aller neueren Autoren, an die Kerngruppe der Familie, die bei *Shortia* liegt, offenbar näher heran kommen, bestätigt also die Zusammengehörigkeit des Komplexes. Bisher wurde das Fehlen der Staminodien für diese *Diapensieae* stark betont; es tritt in allen Schlüsseln auf. Ich konnte jedoch, wie oben schon erwähnt, feststellen, daß dies Merkmal nicht durchgreift. Zwei Arten der Hochgebirge an den Grenzen von China und Tibet besitzen die epipetalen Staminodien wie jene *Shortia*-Ähnlichen (s. Fig. 7 *F*, S. 315). Sie treten innerhalb der Gattung in wechselnder Kombination mit den übrigen spezifischen Merkmalen auf, wie folgende Übersicht der bekannten Arten veranschaulicht.

I. Staminodien vorhanden. Spaltöffnungen nur unterseits.
  a. Blüten gelb. Staubfäden am Grunde geöhrt-verbreitert. Kronröhre bis 8 mm lang . . . *D. Bulleyana* Forrest
  b. Blüten purpurn. Staubfäden nicht verbreitert *D. purpurea* Diels
II. Staminodien fehlend. Staubfäden nicht geöhrt.
  a. Blüten purpurn. Spaltöffnungen beiderseits *D. himalaica* Hook. f. et Thoms.
  b. Blüten weiß. Spaltöffnungen nur unterseits *D. lapponica* L.

Daraus ergibt sich der Schluß, daß diese Staminodien auch bei *Diapensia* zum Merkmalsgut gehören, daß ihre phänotypische Abwesenheit nicht einmal auf wirklichem Verlust zu beruhen braucht. In Anbetracht ferner des epharmonischen Charakters der vegetativen Merkmale (vgl. S. 308 f.) hat der Systematiker also alle Veranlassung, zwischen *Diapensia* samt *Pyxidanthera* und den *Schizocodoneae* A. Grays recht enge verwandtschaftliche Beziehungen anzunehmen.

Demgegenüber muß man bei *Galax* eine größere systematische Selbständigkeit anerkennen. Sie prägt sich klar im Andröceum aus. Schon die stärkere Individualisierung des Synandriums verdient beachtet zu werden, sie ließe sich höchstens als Steigerung der bei *Berneuxia* vorliegenden Struktur verstehen. Noch schwieriger aber ist es, den Antherenbau auf das Muster der Familie zurückzuführen; er allein sichert *Galax* einen Platz für sich. Die heutigen Kenntnisse verlangen also eine Rückkehr zu A. Grays

Einteilungsprinzip, zu einer Anerkennung seiner *Galacineae* und *Diapensieae*. Dagegen scheint es nicht mehr geboten, diese *Diapensieae* weiter zu gliedern. Denn *Diapensia* und *Pyxidanthera* sind konvergente Genera, nicht wirklich Nächstverwandte. In der Reihenfolge der Gattungen dürften sie auch nicht, wie bei Gray, am Anfang, sondern am Schlusse stehen, wie gleich näher zu erörtern ist. Als linearer Ausdruck der Bezeichnungen entsprächen also folgende zwei Reihen den gewonnenen Ergebnissen:

I. *Galaceae*: *Galax*.
II. *Diapensieae*: *Berneuxia* — *Shortia*, *Schizocodon* — *Diapensia* — *Pyxidanthera*.

Über die phyletischen Beziehungen der Genera läßt sich aus diesen systematischen Verhältnissen und aus ihrer geographischen Verbreitung etwa folgendes festsetzen.

Der Grundstamm der Familie war gleich vielen arktotertiären Stämmen früher vielleicht über die Nordhemisphäre weiter verbreitet und reicher entfaltet; gegenwärtig aber beweist er nach Analogie so zahlreicher Vertreter dieses Elementes nur noch in Ostasien und im atlantischen Nordamerika eine gewisse Entwicklung. Im amerikanischen Anteil zeigt sich in *Galax* eine im Andröceum eigentümlich progressive Gattung und neben ihr eine *Shortia*-Spezies, die den Verwandten Ostasiens ebenso nahe steht wie etwa *Menispermum canadense* dem *M. dahuricum*, oder das amerikanische *Liriodendron* dem chinesischen; gerade dadurch zog sie ja die Aufmerksamkeit A. Grays auf sich. Außerdem besitzt der Ostsaum Nordamerikas die Gattung *Pyxidanthera*, die gleichmäßig in den vegetativen Organen wie in den Blüten als progressive Reduktion erscheint. In Ostasien ist die noch so enge Berührung des racemösen und des unifloren Typus (in *Schizocodon*, *Berneuxia* — *Shortia*) bemerkenswert: bei *Schizocodon* kommen mitunter beide nebeneinander vor. Das von vielen altertümlichen Formen der Tertiärflora bewohnte Grenzgebiet von Sze tschuan und Tibet enthält die monotype *Berneuxia*, in der man nach der beinahe choripetalen Blüte vielleicht die ursprünglichste der lebenden Diapensiaceen sehen möchte. Dies sind also starke primitive Züge im ostasiatischen Anteil. Anderseits aber bietet er auch wichtige Progressionen: auf seinen Hochgebirgen vollzieht sich bei *Diapensia* die Verkümmerung und gänzliche Ausschaltung des inneren Staubblattkreises, eine Parallelentwicklung also zu der Genese der amerikanischen *Pyxidanthera*. Dabei ist es besonders zu beachten, daß die in der Blüte anscheinend konservativeren Arten dem südlichsten Teil dieses Gebirgslandes eigentümlich sind, den Ketten von Sze chuan und Yünnan. Ihre Wohnstätten fallen damit in jenes Gebiet, in dem auch bei anderen Gruppen ein besonderer Reichtum an phyletisch bedeutsamen Typen sich nachweisen läßt.

Nach der Lage der heute dort bekannten Arealstücke (s. Fig. 9, S. 319)

muß erwartet werden, daß in dem gesamten, größtenteils noch unerforschten Gebirgsland zwischen Sikkim und dem Mekong *Diapensia*-Arten vorkommen. Wenn darüber mehr ermittelt sein wird, werden auch die Beziehungen der gegenwärtig bekannten Formen noch klarer hervortreten und besonders über das Schwinden der Staminodien genauere Aufschlüsse zu erhalten sein. Doch läßt sich heute schon festsetzen, daß die allbekannte *Diapensia lapponica* in diesen indosinischen Gebirgen ihre phyletischen Wurzeln hat. Der oft vertretene Gedanke, dergleichen subarktisch-oreophile Genera aus den Polargegenden herzuleiten, findet hier in der phyletischen Systematik entscheidenden Widerstand. Es ist nicht annehmbar, daß eine staminodienlose Form auf die Hochgebirge südlicherer Breiten vorgedrungen sei und dabei Staminodien gewissermaßen rückerworben habe, wenn diese Staminodien zum Wesen ihrer Verwandtschaft gehören. Wohl aber wird der umgekehrte Weg der Ausbreitung bewiesen, denn er ist nicht nur der morphologisch belegte, sondern auch der ökologisch verständliche. Ein phyletisch so eindeutiger Fall wie die Herleitung der zirkumpolaren *Diapensia lapponica* aus einem indosinischen Formenkreise bietet sich nicht häufig, er ist daher von besonderer Bedeutung. Denn er gibt einen Beitrag zur genetischen Analyse der heutigen Arktisflora. Entgegen Hookers unhaltbaren Ideen hat Christ schon 1866 auf die Bedeutung des nördlichen Asiens als des Stammlandes von »Glazialpflanzen« hingewiesen. Aber es wird immer klarer, daß von vielen der wahre Ursprung nicht so weit nördlich liegt, wie man gewöhnlich annahm, daß nicht allein im Altaisystem die Produktion lag — so wichtig auch seine Mittlerrolle gewesen sein mag —, sondern daß für viele Elemente der Ausgangspunkt ihrer zirkumpolaren Verbreitung noch weiter entfernt lag, am südlichen Rande Hochasiens nämlich, wo sie mit temperierten und subtropischen Verwandten noch heute in Zusammenhang stehen.

Die Diapensiaceen als solche sind also nicht mehr als eine »arktische« Familie zu betrachten. Die meisten ihrer gegenwärtig lebenden Vertreter gehören zum Unterwuchs subtropischer oder temperierter Sommerwälder und verhalten sich geographisch-genetisch nicht anders als viele Holzgewächse dieser selben Wälder. Die ökologische Ausstattung der Familie gestattete ihr, oreophile Formen abzugliedern, und von diesen ist eine Art zur zirkumpolaren Arktispflanze geworden. Diese Vorgänge haben ihre Parallelen: man denke an manche Primulaceen, an *Swertia-Pleurogyne* oder an *Pedicularis*.

9. Verwandtschaft.

Die Geschichte der systematischen Beurteilung der Gattung *Diapensia* stellte A. Gray dar, als er 1870 der Familie die heute anerkannte Begrenzung gab. Dort spricht er sich gegen die von Don und anderen angenommene Verwandtschaft der *Diapensiaceae* mit den *Polemoniaceae* aus.

Er hebt die Unterschiede der beiden Familien hervor[1]), die er als wesentlich betrachtet, und gibt gleichzeitig zu, daß diese Merkmale zu den *Ericaceae* stimmen, somit Stützen geben für die Anschauung von Endlicher, Hooker (und vielen Späteren), die Diapensiaceen seien mit den Ericaceen nahe verwandt. Gray teilt diese Ansicht nicht. Bei den Diapensiaceen seien die Staubblätter auf der Korolle inseriert statt neben ihr, es fehle ihnen der hypogyne Diskus, »die indusiate Narbe, die Pollentetraden usw.« Er weist darauf hin, daß sie diese Mängel auch von *Diplarche* scheiden, in der Hooker[2]) einen Übergang von *Diapensia* zu *Loiseleuria* hatte sehen wollen.

Die Eigentümlichkeit von *Diplarche*, die an *Diapensia* erinnert, liegt in der Insertion der äußeren Staubblätter am Tubus, dadurch weicht sie in der Tat von dem Brauch der Ericaceen ab; sie verdient in mancher Beziehung noch näher untersucht zu werden. Aber abgesehen von den Punkten, die Gray schon hervorhob, ist auch das Verhalten der inneren Staubblätter anders als bei den Diapensiaceen; und bei diesen wiederum können wir auf die Bindung von Korolle und Andröceum nicht mehr so viel Wert legen, als man früher tat; eine nähere Beziehung zwischen *Diplarche* und Diapensiaceen erscheint also nicht annehmbar.

Seit A. Grays Diapensiaceen-Arbeiten hat sich die Kluft zwischen den Ericaceen und Diapensiaceen noch erweitert. In anatomischer Beziehung bestehen wenig Berührungspunkte[3]). Besondere Nebenzellen um die Stomata fehlen den Diapensiaceen. Ebenso sind Haarbildungen in der Vegetationsregion bei den Ericaceen bekanntlich häufig und mannigfach, bei den Diapensiaceen zeigt nur *Pyxidanthera* eine teilweise Behaarung der Blätter. Nach Grevel fehlen den Diapensiaceen ferner die sekundären Markstrahlen, und die Perforation der Gefäßzwischenwände ist meist einfach, selten leiterförmig.

In der Blüte ist, neben der typisch pentameren Pentazyklie, der Bau der Fruchtblätter sehr übereinstimmend. Aber statt der häufigen (ob durchgreifenden?) Obdiplostemonie der im Andröceum dizyklischen Ericaceen herrscht bei den Diapensiaceen Diplostemonie mit Reduktion des epipetalen Kreises. Auf die tiefliegenden Unterschiede im Bau der Anthere und der Samenanlage wurde bereits oben eingegangen; hier lassen sich die Merkmale der Diapensiaceen kurz bezeichnen als minder spezialisierte Bildungen: sie zeigen in der Anthere nichts von den eigenartigen Zügen der Ericaceen, in der Samenanlage nichts von den bei den Sympetalen so verbreiteten Komplikationen. Nehmen wir dazu das Schwanken in der Vereinigung der Blumenblätter bzw. von Korolle und Andröceum, so ergibt sich, daß die Diapensiaceen mit Recht zu den primitivsten Sympetalen ge-

---

1) Samuelsson erweitert noch diese Diskussion und bestärkt Grays Ansicht. Svensk Bot. Tidskr. VII (1913) 157 f.

2) Kew Journ. Bot. VI. 382.

3) Vgl. Grevel in Bot. Centralbl. LXIX (1897) 407—410.

rechnet werden, daß aber ihre Verwandtschaft zu den heute lebenden *Bicornes* gering ist[1]). Grays wenig beachtete Einwände gegen diese Verwandtschaft werden durch unsere Ergebnisse noch wesentlich vermehrt und gestärkt. Wir wissen jetzt, die Familie ist den Ericaceen durchaus nicht »quam maxime affinis«, wie Bentham-Hooker meinten (Gen. Pl. II. 2, 619), oder gar davon »inséparable«, wie es Baillon schien (Bull. Soc. Linn. Paris 934). Wohl können wir sagen, die Diapensiaceen entstammen einer Gruppe, der möglicherweise auch die Ahnen der Ericaceen und die der Pirolaceen angehörten. Aber ihre eigene Entwicklung hat sich auf anderen Bahnen vollzogen, sie sind zur Oligomerie des Fruchtknotens und zur Schwächung der inneren Staubblätter gelangt, haben aber im Bau der Sporangien beider Geschlechter den wohl hergebrachten Typus bewahrt.

In dieser Hinsicht ähneln sie den Primulaceen. Aber es ist klar, daß daraus noch keine wirkliche Verwandtschaft mit ihnen zu schließen ist. Ebensowenig läßt sich dazu die habituelle Ähnlichkeit verwerten, und die Dinge, die Drude (Bot. Zeit. 1874, 342 f.) in dieser Richtung geltend macht, kommen nicht auf gegen die Eigenart des Ovariums der Primulaceen: da darf man kaum von Verwandtschaft sprechen. Wohl aber kann man behaupten, daß Primulaceen und Diapensiaceen etwa auf gleicher Stufe stehen, auf der breiten Stufe nämlich, die von der Choripetalie aufwärts zu führen beginnt.

Die Frage, an welcher Stelle des Choripetalen-Systems ein Anschluß der Diapensiaceen gegeben wäre, ist bisher nicht erörtert worden. A. Gray hat bei der Kritik ihrer Verwandtschaft mit Geschick die negativen Züge herausgehoben, aber keine positiven Daten vorgebracht.

Die neueren Phyletiker knüpfen gewöhnlich Beziehungen zwischen den *Bicornes* und den *Parietales*, wobei *Clethra* und ihre Verwandten eine vermittelnde Rolle spielen. Die Diapensiaceen brauchen aus den dargelegten Gründen an diesen Beziehungen keinen Anteil zu haben. Rein diagrammatisch lassen sie sich wohl mit manchen Ochnaceen vergleichen, aber bei der gründlichen Verschiedenheit der Vegetationsorgane ist eine Stammesverwandtschaft kaum annehmbar. Eine solche möchte ich vielmehr mit allem Vorbehalt bei den *Saxifragaceae* vermuten. Deren große Vielgestaltigkeit erlaubt viele Merkmale der *Diapensiaceae* anzuknüpfen. In den vegetativen Organen, dem Blüteneinsatz, der Kelchpräfloration, in den Zahlenverhältnissen der Blüte, dem Wesen der Staubblätter, in der Ausbildung der Plazenten nnd dem äußeren Bau des Samens besteht viel Ähn-

1) Zu dem gleichen Ergebnis kommt soeben G. Samuelsson in Svensk Bot. Tidskr. VII (1913), S. 157: »Ich glaube daher, daß man zu dem Schluß getrieben wird, daß man die Diapensiaceen aus keinem jetzt lebenden *Bicornes*-Tipus ableiten kann.« S. 158: »halte ich es für das zweckmäßigste, daß man sie vorläufig in der *Bicornes*-Reihe stehen läßt. Sie nehmen aber hier eine viel isoliertere Stellung ein, als man bis jetzt angenommen hat«.

lichkeit. Einfach botrytische Blütenstände kommen vor. Der Diskus ist ja gewöhnlich ausgeprägt, fehlt aber z. B. bei *Bergenia*. Ausfall eines Staubblattkreises ist nicht unbekannt. Die Griffel sind kommissural bei *Lepuropetalum*; die Frucht öffnet sich loculicid bei *Parnassia* u. a. Die Korolle und die am Grunde schwach verwachsenen Staubblätter von *Leptarrhena* erinnern stark an *Berneuxia*. Die Lappung der Petala von *Shortia* und *Schizocodon* findet ihr Seitenstück bei mehreren Saxifrageen. Daß endlich Sympetalie bei gewissen Saxifragaceen vorkommt, ist bekannt.

Wenig Anhaltspunkte liefert der innere Bau der Samenanlage und ihre Entwicklung. Denn nach den Untersuchungen von VAN DER ELST[1]) verhalten sich die Saxifragaceen sehr ungleich. Während die *Saxifragoideae*, *Ribesioideae* und *Francoideae* bitegmische Ovula mit stärkerem Nucellus besitzen, ist bei *Parnassia* der Nucellus nur schwach. Bei den *Hydrangeoideae* und *Escallonioideae* ist nur ein Integument vorhanden und auch *Philadelphus* hat einen schwachen Nucellus, dessen dickes Integument innen ein Epithel bildet, sich also offenbar sehr »sympetaloid« verhält.

Nach den vorliegenden Angaben gehören die Saxifragaceen zu den Familien mit Endosperm durch freie Zellbildung, während bei *Diapensia* nach SAMUELSSON die (ja auch bei den *Bicornes* herrschende) sukzessive Zellteilung statthat. Welche phyletische Bewertung alle diese Differenzen beanspruchen, dürfte aber eine gegenwärtig noch nicht spruchreife Frage sein.

Übersicht.

1. Die Blattbildung der Diapensiaceen entspricht der Periodizität des Klimas ihrer Standorte.

2. Die Bildung der Blütenhülle zeigt einen abgestuften Übergang von völliger Choripetalie zu völliger Sympetalie.

3. Typisch haben die Diapensiaceen ein diplostemones Andröceum, dessen innerer Kreis oft staminoid, selten ganz unterdrückt wird.

4. Die Samenanlage ist einfacher gebaut als die der typischen Sympetalen. Nährendes Gewebe in der Chalaza- und Mikropylarregion fehlt, ein Epithel um den Embryosack ist nicht vorhanden, Haustorien werden nicht entwickelt. Das Integument scheint zwischen dem der bitegmischen und dem der unitegmischen Ovula zu vermitteln.

5. Geographisch und phyletisch erscheinen die Diapensiaceen nicht als arktische, sondern als tertiär-boreale Familie. Heute haben sie nur in Nordamerika und Ostasien noch eine gewisse Formenzahl bewahrt. In den Gebirgen Ostasiens haben sie echte Oreophyten erzeugt, von denen die arktisch-circumpolar gewordene *Diapensia lapponica* morphologisch und geographisch herzuleiten ist.

---

1) Bijdrage tot de Kennis van de zaadknopontvikkeling der Saxifragaceen. Utrecht 1909. Ich sah nur ein Referat im Bot. Centralbl., das Original war mir unzugänglich.

6. Die Diapensiaceen stehen an der Grenze von Archichlamydeen und Sympetalen. Von den Bicornes sind sie vielfach verschieden, und mit ihnen, wie auch G. Samuelsson annimmt, höchstens sehr entfernt verwandt. Phyletisch finden sie vielleicht Anschluß bei den Saxifragaceen.

7. Innerhalb der Familie sind als Tribus zu trennen die *Galaceae*, nur mit *Galax*, und die *Diapensieae* mit den übrigen Gattungen. Von diesen ist *Berneuxia* relativ ursprünglich, *Diapensia* und *Pyxidanthera* sind am weitesten fortgeschritten.

Erklärung von Tafel VII.

Die ausgeführten Kreise • geben die Standorte an, von welchen mir Herbarmaterial vorlag; die ⊙ bedeuten Standorte, die in der Literatur angegeben werden.

Wichtigste Literatur.

H. Baillon, Remarques sur les Galacées. — Bull. Soc. Linn. Paris 933 (1891).

—— Histoire des plantes XI (1892) 156—159; 208—210.

G. Bentham et J. D. Hooker, Genera plantarum II. 2 (1876) 618—621.

O. Drude in Engler-Prantl Natürl. Pflanzenfam. IV. 1 (1889) 80—84 und seine früheren, dort S. 81 zitierten Schriften.

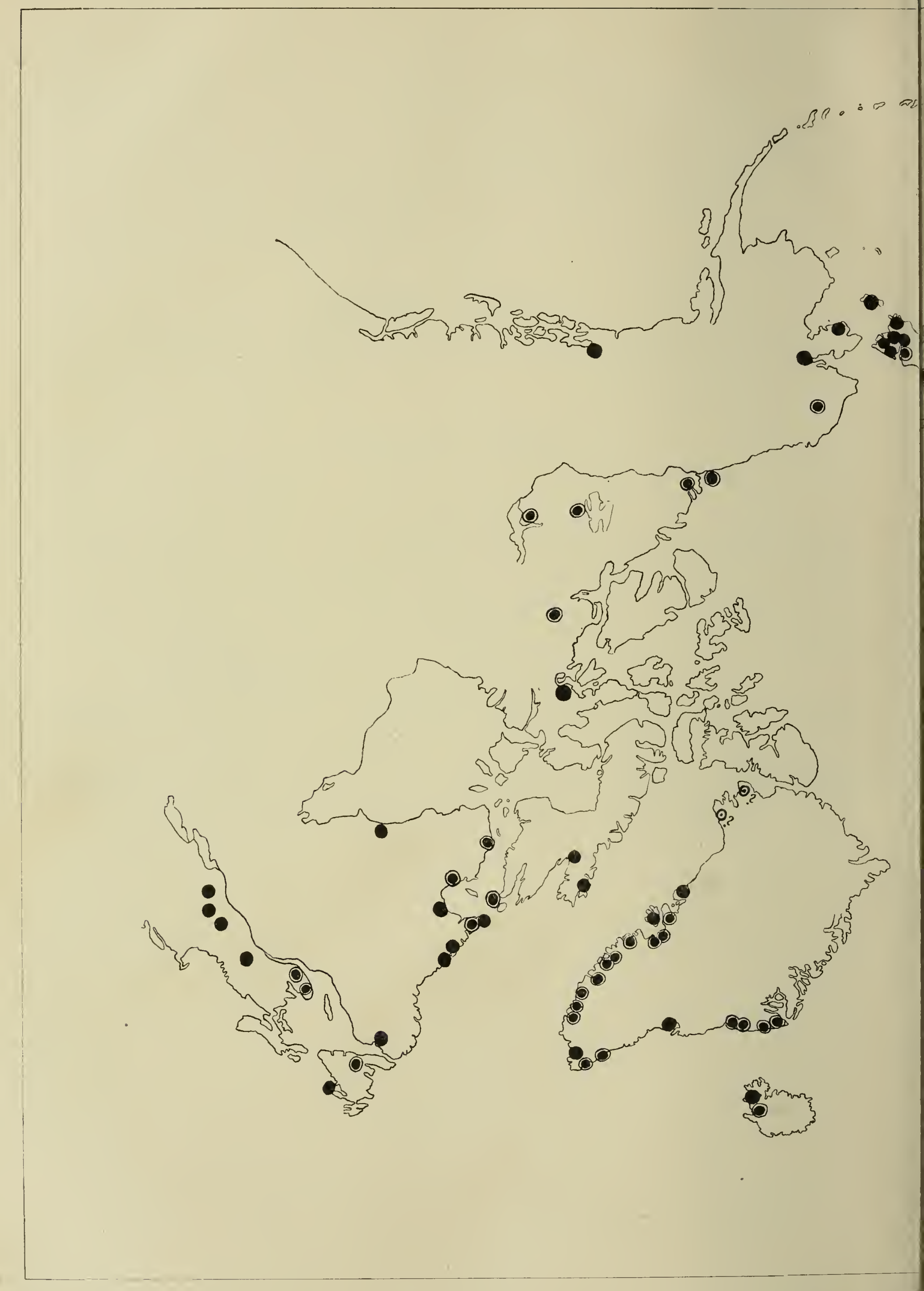
A. Gray, Reconstruction of the Order *Diapensiaceae*. — Proc. Amer. Acad. Arts. Sc. VII 243—47 (1870).

—— Note sur le *Shortia galacifolia* et révision des Diapensiacées. — Ann. Sc. nat. Botan. 6 sér. VII (1878) 176 ff.

W. Grevel, Anatomische Untersuchungen über die Familie der *Diapensiaceae*. — Botan. Centralblatt LXIX (1897) 257 ff.

Maximowicz in Mélang. biol. de l'Acad. St. Pétersbourg VIII (1871) 18—21.

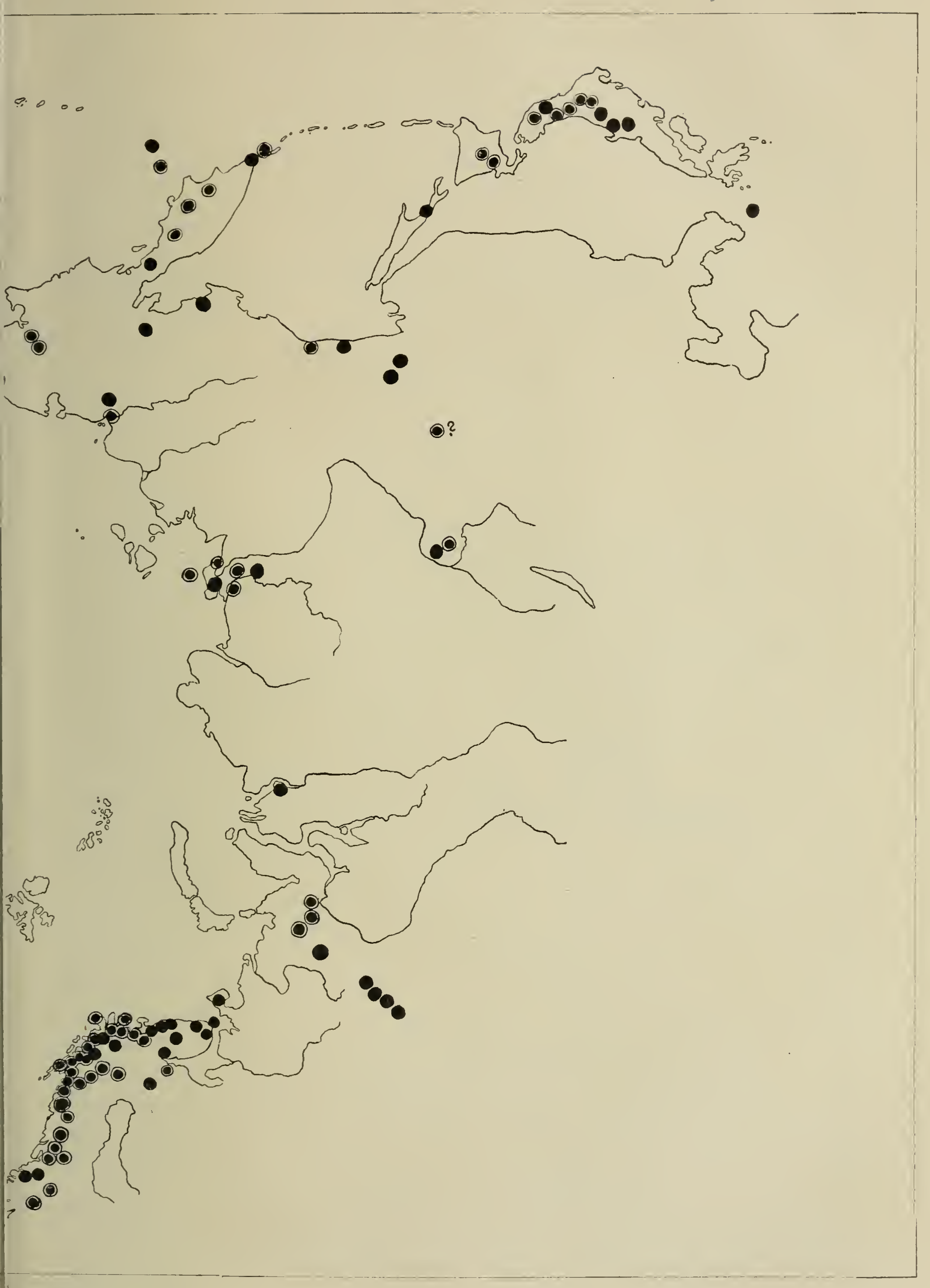
G. Samuelsson, Studien über die Entwickelungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. — Svensk Bot. Tidskr. VII. 148—159. Stockholm 1913.



Diels gez.

Das Areal von *I*

Verlag von Wilhelm En



ensia lapponica L.

ınn in Leipzig und Berlin.